

рующую способность смоляного аппарата данной категории смолопродуктивности генетической составляющей, а не факторов внешней среды, последние в большей мере оказывает влияние на деревья средней и низкой смолопродуктивности.

Учитывая высокую однородность показателей смолопродуктивности у высокосмолопродуктивных деревьев, можно рекомендовать формировать из таких деревьев опытные участки для исследований в подсочке леса, однако небольшое количество данных деревьев (до 15 %) от их общего числа в каком-либо древостое не позволяет эффективно применять эти рекомендации на практике.



УДК 630*181.351:582.475

Д.В. Веселкин
(D.V. Veselkin)

(Институт экологии растений и животных УрО РАН)



Веселкин Денис Васильевич родился в 1973 г. В 1995 г окончил Уральский государственный университет им. А.М.Горького. Кандидат биологических наук. В настоящее время работает в Институте экологии растений и животных УрО РАН в лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты. Имеет 75 научных работ по экологии и морфологии растений, эктомикоризе, микоризном симбиозе, межвидовом взаимодействии.

**СПОСОБ РАЗДЕЛЕНИЯ ВКЛАДОВ НЕСИМБИОТИЧЕСКИХ
И СИМБИОТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ПОДЗЕМНЫХ
ОРГАНОВ В РАЗВИТИЕ НАДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ
ЭКТОМИКОРИЗНЫХ РАСТЕНИЙ**
(WAY OF THE DIFFERENTIATION OF CONTRIBUTION
NONSYMBIOTIC AND SYMBIOTIC PARAMETERS
OF THE UNDERGROUND ORGANS
TO THE DEVELOPMENT OF OVERGROUND ORGANS
OF ECTOMYCORRHIZAL PLANTS)

Описан способ численной характеристики вкладов (значения) несимбиотических и симбиотических (эктомикоризных) параметров строения подземных органов всходов сосны обыкновенной (Pinus sylvestris L.) в раз-

витие их надземных органов. Способ базируется на использовании метода множественной регрессии. Проанализированы возможные способы построения регрессий и осуществлено сравнение их результатов на материале однолетних и двухлетних всходов сосны обыкновенной из 26 местобитаний.

*It has described the method of numerical characteristic contributions (impotence) of the nonsymbiotic and symbiotic (ectomycorrhizal) parameters of underground organs construction of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) shoots in the overground organs development. The way is based on use of multiple regression method. Possible ways of regression construction is analyzed and comparison their results on the material of one-years and two-years Scots pine seedlings from 26 habitats is made.*

Эктомикоризный симбиоз – важный тип биотических взаимодействий, в значительной степени определяющий структуру экосистем с доминированием деревьев. Эктомикоризам приписывается положительная роль в создании продукции деревьев, но количество прямых корректных подтверждений этого тезиса незначительно. Многочисленные оценки значения микотрофии получены в опытах, выполненных по схемам стерильного эксперимента, результаты которых не могут быть однозначно экстраполированы на естественные сообщества. Ниже описан возможный путь, позволяющий сопоставить характер и величину относительных вкладов несимбиотических и симбиотических параметров строения подземных органов всходов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в развитие их надземных органов и тем самым приблизиться к количественной оценке функционального значения микотрофии в нестерильных условиях.

Основные моменты способа, позволяющего разделить несимбиотические и симбиотические вклады в продуктивность растений, следующие. Во-первых, двусторонняя функциональная взаимосвязь между надземными и подземными органами редуцируется до анализа одностороннего влияния, при котором состояние надземной части растения рассматривается как функция состояния подземных органов. Во-вторых, параметры строения подземных органов дифференцируются на «несимбиотические» и «симбиотические» на основании того, участвуют или нет эктомикоризные грибы в их формировании. В-третьих, направление и сила влияния параметров подземных органов на характеристики успешности развития особи оцениваются на основании значений частных коэффициентов множественной регрессии. Ранее для оценки значения эктомикориз вне стерильных экспериментов использовался только корреляционный анализ [1–3] и близкий подход с выделением групп особей с разным уровнем активности микоризообразования [4, 5–6].

Анализ строения растений. Описываемый способ, как и прочие подходы, используемые для численной характеристики значения микотрофии, может быть реализован только на материале ювенильных особей. Проанализировано строение порядка тысячи одно- и двухлетних всходов сосны обыкновенной, произраставших в 26 естественных и искусственных местообитаниях – в сосновых насаждениях, на лесных гарях, на естественных безлесных площадях и в лесных питомниках. Из каждой категории земель проанализировано по 30–60 всходов. У всех у них определяли массу надземной части (которую использовали в дальнейшем в качестве зависимой переменной) и параметры подземных органов, например: длину главного ($1ns^*$), боковых недетерминированных ($2ns$) и сумму длин недетерминированных корней ($3ns$); абсолютные количества немикоризных ($4ns$) и микоризных ($5s$) детерминированных корней, микоризных окончаний ($6s$). Рассчитаны: активность микоризообразования ($7s$); плотности немикоризных ($8ns$) и микоризных ($9s$) корней и микоризных окончаний ($10ns$). Методы анализа строения корневых систем подробно описаны в [7, 8].

Способы построения регрессий. Разные аспекты строения растений, описываемые разными параметрами, связаны между собой коррелятивно или функционально [9]. Это справедливо, в частности, для параметров строения корневых систем *P. sylvestris* (табл. 1) и противоречит условиям применения множественной регрессии. Поэтому разработка рабочих моделей – важный этап анализа, в ходе которого необходимо выбрать или сконструировать предикторы и их списки таким образом, чтобы получаемые результаты были бы (I) биологически осмысленными, (II) статистически корректными и (III) сопоставимыми, т.е. позволяющими сравнивать вклады одноименных параметров в разных местообитаниях.

В качестве предикторов уравнения могут быть использованы непосредственные значения параметров строения и микоризации корневых систем. В таком случае отбор функционально значимых переменных для включения в финальную модель может быть осуществлен на основании (а) формальных критериев, реализованных в статистических программах, или (б) экспертно – на основании соображений о биологической сущности параметров. На этапе выбора предикторов может быть использован также факторный анализ (табл. 2), результаты которого позволяют (в) формально определить ключевые признаки – признаки с наибольшими факторными нагрузками или (г) перейти от исходных переменных к главным факторам (ГФ), оценки которых можно рассматривать как новые переменные. Как правило, число ГФ, удовлетворительно описывающих дисперсию признаков строения подземных органов, равно 2-3, и они относительно легко интерпретируются.

* Аббревиатуры «ns» и «s» указывают соответственно на принадлежность параметра к группе «несимбиотических» или «симбиотических»; цифры – номер параметра.

Таблица 1

Матрица коэффициентов корреляции (r) между параметрами подземных органов всходов *Pinus sylvestris* (над диагональю – медиана распределения 26 значений r ; под диагональю – наибольшие по модулю значения r)

Параметры	Параметры									
	1ns	2ns	3ns	4ns	5s	6s	7s	8ns	9s	10s
1ns	–	0,29	0,55	0,33	0,22	0,22	–0,11	–0,01	–0,04	–0,01
2ns	0,73	–	0,97	0,65	0,53	0,53	0,03	–0,11	0,20	0,21
3ns	0,79	0,99	–	0,67	0,53	0,52	0,00	–0,07	0,11	0,13
4ns	0,64	0,90	0,92	–	0,10	0,06	0,29	0,74	–0,20	–0,17
5s	0,52	0,76	0,85	0,66	–	0,99	0,43	–0,30	0,91	0,89
6s	0,52	0,75	0,85	0,63	0,99	–	0,41	–0,32	0,90	0,91
7s	–0,54	0,46	0,49	0,77	0,81	0,80	–	0,43	0,58	0,52
8ns	–0,43	–0,56	–0,52	0,91	–0,65	–0,65	0,97	–	–0,30	–0,34
9s	–0,51	0,53	0,51	–0,70	0,97	0,96	0,94	–0,66	–	0,97
10s	0,38	–0,52	–0,53	–0,76	0,97	0,98	0,88	–0,72	0,99	–
Примечание. Обозначение параметров см. в тексте.										

Таблица 2

Факторные нагрузки параметров подземных органов всходов *Pinus sylvestris* в 26 выборках после стандартизации значений параметров внутри выборок

Параметры подземных органов		Главные факторы (вращение – равномаксимальное)		
		ГФ Is	ГФ II _{ns}	ГФ III _{ns}
Длина главного корня	1ns	–0,04	0,66	–0,04
Длина боковых недетерминированных корней	2ns	0,22	0,89	0,06
Длина всех недетерминированных корней	3ns	0,18	0,96	0,06
Количество немикоризных корней	4ns	–0,11	0,60	0,77
Количество микориз корней	5s	0,92	0,34	0,02
Количество микоризных окончаний	6s	0,91	0,34	0,01
Интенсивность микоризации	7s	0,86	–0,05	–0,45
Плотность немикоризных корней	8ns	–0,27	–0,08	0,94
Плотность микориз корней	9s	0,97	–0,10	–0,01
Плотность микоризных окончаний	10s	0,97	–0,06	–0,05
Доля объясняемой дисперсии		0,45	0,28	0,17

Для выбора оптимального вида регрессионной модели анализ характера и степени зависимости надземной массы всходов от параметров строения подземных органов в каждой из 26 выборок осуществлен четырьмя способами. **Способ 1:** предикторы – 10 параметров строения под-

земных органов с пошаговым введением переменных в модель с пороговым значением частного F -критерия, равным 3.5 [10]. **Способ 2:** предикторы – три ключевых параметра, выбор которых обоснован экспертно и подтверждается результатами факторного анализа: 1) длина всех недететерминированных корней (3ns); 5) плотность безмикоризных корней (8ns); 6) плотность микоризных окончаний (10s). **Способ 3:** предикторы – оценки трех ГФ, описывающих морфологию и микоризацию корневых систем каждого всхода, вычисленные на стандартизированных в каждой выборке данных (факторные нагрузки признаков см. в табл. 2). **Способ 4:** расчет регрессионных коэффициентов в программе RESPO (Richard L. Holmes, 1999; пакет Dendrochronology Program Library), алгоритм которой близок способу 3 [11].

Сравнение способов построения регрессий. Регрессионные модели, построенные разными способами, характеризуются примерно равным качеством. В среднем в 26 выборках от 21 до 87 %, но, как правило, 50–60 % изменчивости массы надземной части всходов сосны связаны с особенностями строения их подземных органов независимо от используемого способа построения регрессии (табл. 3). При способах регрессии 2–4 в 1–2 выборках из 26 регрессионные уравнения незначимы. Одним из критериев корректности множественных регрессионных зависимостей является наличие одного и того же знака («плюс» или «минус») при регрессионных коэффициентах и коэффициентах парной корреляции независимых переменных с зависимой. Различие знаков указывает на скоррелированность переменных, использованных в качестве независимых, и соответственно на некорректность использованной регрессионной модели. По этому критерию и в целом на основании формально-статистических характеристик лучшим способом осуществления регрессии является способ 3, основывающийся на использовании в качестве предикторов оценок ГФ.

Зависимости, полученные разными способами, различаются по сбалансированности отражения функциональной значимости несимбиотических, т.е. собственно растительных признаков строения подземных органов всходов, и симбиотических признаков. Наибольшее количество случаев, когда значимым оказалось влияние и симбиотических, и несимбиотических параметров, наблюдается при использовании программы RESPO. Однако результаты, получаемые этим способом, обладают существенным, на наш взгляд, недостатком – они не обязательно биологически осмысленны. Иногда в получаемом уравнении (в которое в силу программно-реализуемого алгоритма входят все заданные предикторы) знаки при частных регрессионных коэффициентах у теснокоррелированных и взаимно детерминированных признаков (например, у 2ns – 3ns или 5s – 6s, или 5s – 9s) оказываются противоположными. Такие зависимости, несмотря на приемлемые значения R^2 , сложно признать биологически обоснованными.

Таблица 3

Сравнение результатов четырех способов множественной регрессии

Характеристики	Способ регрессии			
	1	2	3	4
Доля значимых ($p < 0.05$) моделей, %	100,0	92,3	96,2	92,3
Коэффициент детерминации – R^2 (медиана и размах)	0,55 (0,21-0,87)	0,54 (0,22-0,85)	0,53 (0,24-0,84)	0,59 (0,24-0,87)
Количество значимых ($p < 0.05$) предикторов (шт.; медиана и размах)	2 (1–4)	2 (1–3)	2 (1–2)	5 (0–8)
Доля моделей с противоположными знаками при регрессионных коэффициентах и коэффициентах парной корреляции, %:				
в полной модели	15,4	34,6	11,6	65,4
среди значимых предикторов	15,4	0,0	0,0	7,7
Доля моделей со значимым влиянием параметров, %:				
только несимбиотических	34,6	42,3	34,6	26,9
только симбиотических	11,5	0,0	3,8	3,8
несимбиотических и симбиотических	53,9	57,7	61,6	65,4
Статистическая корректность (относительная)	Средняя	Средняя	Высокая	Низкая
Биологическая осмысленность	Не гарантирована	Есть	Есть	Не гарантирована
Сопоставимость разных местообитаний	Не гарантирована	Есть	Есть	Есть

С учетом того, что при пошаговом введении переменных (способ 1) не гарантирована возможность корректного сравнения результатов регрессий, построенных для разных выборок (местообитаний), оптимальным для раздельной оценки вкладов несимбиотических и симбиотических параметров строения подземных органов в развитие всходов сосны обыкновенной нам представляются способы 2 и 3 (см. табл. 3). Результаты, получаемые с их использованием, в большинстве случаев статистически корректны (по этому критерию некоторое преимущество у способа 3), биологически осмысленны и удобны для интерпретации (преимущество у способа 2), и они, что необходимо в экологически ориентированных исследованиях, обеспечивают возможность корректного сравнения результатов, характеризующих анализируемую систему взаимосвязей в разных выборках (местообитаниях).

Библиографический список

1. Berman J.T., Bledsoe C.S. Soil transfers from valley oak (*Quercus lobata* Nee) stands increase ectomycorrhizal diversity and alter root and shoot growth on valley oak seedlings // *Mycorrhiza*. 1998. V. 7. № 5. P. 223–235.
 2. Brunner I. Pilzökologische Untersuchungen in Wiesen und Brachland in der Nordschweiz (Schaffhauser Jura) // *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Zürich: Stiftung Rübel*, 1987. H. 92. 241 s.
 3. Last F.T., Wilson J., Mason P.A. Numbers of mycorrhizas and the growth of *Picea sitchensis* – what is the relationship ? // *Ecological and applied aspects of ecto- and endomycorrhizal associations*. Praha: Academia, 1989. Pt. 1. P. 293–298.
 4. Лобанов Н.В. Микотрофность древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 216 с.
 5. Семенова Л.А. Влияние известкования почвы на микоризообразование у сеянцев сосны и ели // *Микосимбиотрофизм и другие консортивные отношения в лесах Севера*. Петрозаводск, 1985. С. 72–82.
 6. Шкараба Е.М., Сентябова Т.А. Особенности микоризообразования у сеянцев ели в лесных питомниках Пермской области // *Микориза и другие формы консортивных связей в природе*. Пермь, 1985. С. 32–37.
 7. Веселкин Д.В. Морфология корневых систем и микоризообразование у ювенильных пихты сибирской и ели сибирской в условиях воздействия выбросов медеплавильного комбината // *Лесоведение*. 2006. № 4. С. 52–60.
 8. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
 9. Ростова Н.С. Структура и изменчивость корреляций морфологических признаков цветковых растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Н.С. Ростова. СПб, 2000. 40 с.
 10. Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 488 с.
 11. Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с.
-